

УДК 578.895.122.1

**ДАКТИЛОГИРИДЫ (MONOGENEA : DACTYLOGYRIDEA)
С НЕТИПИЧНЫМ ЧИСЛОМ СРЕДИННЫХ КРЮЧЬЕВ,
ИХ ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ.
ЛИТЕРАТУРНЫЕ ДАННЫЕ**

© П. И. Герасев

Проанализировано происхождение 10 родов дактилогирид (s. l.) без срединных крючьев, а также родов, родственных 4-крючковым червям, но имеющих по три крючка (3 рода), по два (10 родов) или один (1 род) срединный крючок. Показано, что срединные крючья в различных таксонах отряда формируются, эволюционируют и редуцируются независимо.

Характерным признаком моногеней является наличие у них срединных крючьев, расположенных в прикрепительном диске и имеющих, особенно у представителей низшего подкласса Polyonchoinea, основное значение для прикрепления заднего конца тела. Однако часть таксонов как класса [Anoplodiscidae Tagliani, 1912; Isancistrinae Fuhrmann, 1928; Acanthocotylidae Price, 1936; Microbothriidae Price, 1936; Dionchidae Bychowsky, 1957; Enoplocotylidae (Tagliani, 1912) Malmberg, 1990; Lagarocotylidae Kritsky e. a., 1993 — все исключительно низшие моногенеи], так и Dactylogyridea (*Anonchohaptor* Mueller, 1938; *Acolpenteron* Fischthal et Allison, 1940; *Pseudacolpenteron* Bychowsky et Gussev, 1955; *Anacanthorus* Mizelle et Price, 1965; *Markewitschiana* Allamuratov et Koval, 1966; *Icelanchohaptor* Leiby e. a., 1972; *Anacanthoroides* Kritsky et Thatcher, 1976; *Kritskyia* Kohn, 1990; *Telethecium* Kritsky e. a., 1996; *Pavanelliella* Kritsky et Boeger, 1998) лишена срединных крючьев.

Для нескольких родов дактилогирид (s. l.), несомненно родственных червям с 4 срединными крючьями, описаны или 3 крючка (*Heteronchocleidus* Bychowsky, 1957; *Trianchoratus* Price et Berry, 1966; *Entrianchoratus* Paperna, 1969), или 2 (*Calceostomella* (Parona et Perugia, 1890) Palombi, 1943; *Neocalseostoma elongatum* Tripathi, 1957; *Pseudodactylogyrus* Gussev, 1965; *Nanotrema* Paperna, 1969; *Trinigyrus* (Hanek e. a., 1974) Kritsky e. a., 1986; *Pseudodactylogyroides* Ogawa, 1986; *Rhinoxenus* Kritsky e. a., 1988; *Rhinonastes* Kritsky e. a., 1988; *Schilbetrematoides* Kritsky et Kulo, 1992; *Cacatyocotyle* Boeger e. a., 1997), или 1 срединный крючок (*Urogyrus* Bilong e. a., 1994). При этом в ряде случаев имеется рудимент(ы) срединного крючка, обычно представленный образованием, соответствующим по морфологии закладывающемуся в онтогенезе острию срединного крючка (Быховский, 1957, с. 143—168).

АНАЛИЗ ЛИТЕРАТУРНЫХ ДАННЫХ

На сегодняшний день базисными положениями для построения системы и филогении дактилогирид (s. l.) являются взгляды Критского и Богера (Kritsky, Boeger, 1989; Boeger, Kritsky, 1993). Они ради «скупости выбора» при построении кладограмм гомологизируют рудименты срединных крючьев у исходно 4-крючковых форм и булаваковидные структуры Dactylogyridae *sensu* Bychowsky et Nagibina, 1978 и Anacan-

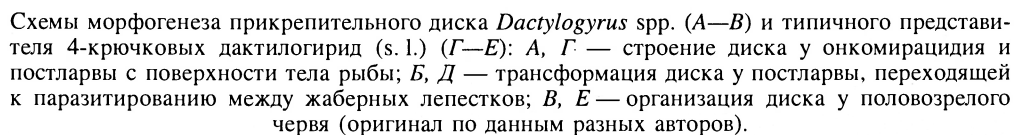
thorinae Price, 1967. С сожалением нужно констатировать, что взгляды одного из авторов изменились: от трактовки булавок как настоящих краевых крючков он пришел к признанию их рудиментами срединных (Kritsky, Thatcher, 1974, 1976; Kritsky, Boeger, 1989). При этом д-ру Д. Критскому (Mizelle, Kritsky, 1969), переописавшему *Trianchoratus aeclithrium*, были известны морфологические различия между булавками и действительными рудиментами срединных крючков (Герасев, 2001). В результате были постулированы синапоморфность 14 краевых крючков и синплезиоморфность одной пары вентральных и одной пары дорсальных срединных крючков для Dactylogyridae sensu Kritsky et Boeger, 1989. И как следствие отнесение к этому семейству: 1) форм с двумя парами срединных крючков (анцироцефалиды, анцилодискоидины и т. д. — более 10 таксонов в ранге сем. или подсем.); 2) червей с одной дорсальной парой срединных крючков и парой булавковидных структур (Dactylogyridae sensu Burchowsky et Nagibina, 1978); 3) паразитов без срединных крючков, но с одной или двумя парами булавок (Anacanthorinae Price, 1967).

С одной стороны, при таком подходе в номинативное семейство отряда попадает около 90 % видов всего отряда и различия между отдельными таксонами семейства (sensu Kritsky et Boeger, 1989) иногда превышают размах различий между остальными четырьмя подотрядами Dactylogyridea. А, с другой стороны, показав пара- и полифилию анцироцефалид (Kritsky, Boeger, 1989), они же (Boeger, Kritsky, 1993) всю эту «свалку» 4-крючковых дактилогирид (s. l.) без анализа (в закрытом виде) поместили в Dactylogyridae, перенеся пара- и полифилетичность с анцироцефалид уже на дактилогирид (s. s.).

В то же время литературные данные (Malmberg, 1990) и наши исследования (Герасев, 1981, 2001) булавковидных структур (*Dactylogyrus* spp., *Anacanthorus* spp.) и действительных рудиментов срединных крючков (*Trianchoratus* spp., *Schelbetrematoides* и др.) указывают на необоснованность гомологизации этих образований диска дактилогирид (s. l.).

Булавковидные структуры закладываются вместе с краевыми крючками еще в яйце, а срединные — формируются в постэмбриональный период (Гусев, 1955; Быховский, 1957; Keagn, 1968, и мн. др.). Зачатки срединных крючков дактилогирид (s. s.) появляются (см. рисунок, А, Г, Д) в ножке диска (peduncular anchors; Malmberg, 1990) и только у постларвы, прикрепившейся на хозяине, перемещаются в диск. Более того, у осевшей на ровную поверхность тела рыб личинки дактилогирид (s. l.) уже при ее первом кожном паразитировании зачатки первой вентральной пары срединных крючков вместе со всеми краевыми крючками, ориентированными также на вентральную сторону диска, участвуют в закреплении блюдцеобразного диска (Герасев, 1995а; Keagn, 1968, 1994; Lambert, 1980). Далее большинство представителей отряда адаптируются к паразитированию между респираторными складками жабр, где им удобнее закрепляться обеими сторонами диска, а не одной (вентральной) стороной (Гусев, 1978; Герасев, 1990а; Keagn, 1968, 1994).

Первый вариант постэмбрионального развития диска (при наличии булавковидных структур) определяется разворотом зачатков вентральных срединных крючков на дорсальную сторону диска (Dactylogyridae sensu Burchowsky et Nagibina, 1978) (см. рисунок, Б). При этом у них появляются дорсальная по отношению к стороне тела (=вентральная по отношению к внутренней стороне крючков) соединительная пластинка и относительно просто устроенный мышечный аппарат диска (Герасев, 1977, 1981, 1989а). Краевые крючки увеличиваются в размерах, и у них формируется рукоятка, к которой прикрепляются мышцы (Герасев, 1977, 1981). Пять пар мощных краевых крючков (I, II, V—VII) остаются ориентированными на вентральную сторону диска. Для усиления закрепления этой стороны диска независимо у представителей разных фаун довольно часто формируется дополнительная вентральная пластинка, ассоциированная с краевыми крючками (Keagn, 1968) или, точнее, связанная мышцами с рукоятками краевых крючков I, II пар (Герасев, 1991; Герасев, Ермоленко, 1993). Эта пластинка различна по своей исходной форме у червей из разных фаун и после определенного усложнения иногда полностью утрачивается (Герасев, 1990б, 1991).



Schemes of haptor morphogenesis of *Dactylogyrus* spp. (A—B) and typical representative of 4-anchors dactylogyrid (s. l.) (Γ—E).

Две пары краевых крючьев (III, IV) разворачиваются на дорсальную сторону тела, усиливая прикрепление срединных крючьев (см. рисунок, *Б, В*).

В подотряде *Dactylogyridae* (при отсутствии булавковидных структур в диске личинки и в последующем у взрослых червей) во втором случае в ножке диска (см. рисунок, *Г—Е*) формируется вторая (дорсальная) пара срединных крючьев, сразу направленная на аналогичную сторону тела. Затем она перемещается в диск, закрепляя его с дорсальной стороны и выступая антагонистом вентральной пары крючьев (*Ancyrocephalidae sensu* Bychowsky et Nagibina, 1978). Для усиления их взаимодействия формируются соединительные пластинки, являющиеся типичным атрибутом этих «ножновых» срединных крючьев (Malmberg, 1990), и сложная (блочная) мышечная система диска, вероятно характерная для всех 4-крючковых дактилогирид (*s. l.*) (Быховский, Нагибина, 1968; Герасев, 1998а; Llewellyn, 1960; Kearn, 1966, 1971). Краевые крючья обычно остаются на личиночном эмбриональном уровне развития, выполняя вспомогательную функцию. Увеличение их размеров (в данном случае массивности) происходит обычно за счет утолщения стержня (*pivot*, по: Гусев, 1978), а не развития рукоятки (*handle*) крючка, как у дактилогирисов (см. рисунок, *Б, В*).

Любопытно, что у дактилогирисов (с булавковидными структурами и одной парой «переориентированных» срединных крючьев) на дорсальную сторону диска направлены III, IV пары краевых крючьев. А у 4-крючковых дактилогирид (*s. l.*) — крючья II, III пар. При этом у последних I пара часто перемещается к переднему краю диска (см. рисунок, *Е*) и иногда становится массивнее остальных, например у *Demidospermus* Gutierrez et Suriano, 1992. Это сравнение косвенно указывает на независимость морфогенеза диска у дактилогирисов (*s. l.*) с одной парой срединных крючьев и остальных представителей отряда, вооруженных в основном 4 крючьями.

Вслед за гомологизацией булавок (рудиментов краевых крючьев) и рудиментов срединных крючьев (Kritsky, Boeger, 1989) естественным шагом была гомологизация дополнительной вентральной (опора краевых крючьев) пластинки дактилогирисов (*s. l.*) с вентральной соединительной пластинкой (объединяет срединные крючья) у 4-крючковых дактилогирид (*s. l.*) (Boeger, Kritsky, 1993). Это, однако, полностью опровергается мышечной связью первой из них с краевыми крючьями (Герасев, 1991; Герасев, Ермоленко, 1993). И так как у дактилогирисов (*s. l.*) и у *Calceostomatinae* обе пластинки по месту закладки являются вентральными, то было постулировано изначальное наличие у *Dactylogyridae* двух пар вентральных срединных крючьев. Но это не соответствует их числу и фактической направленности у подотрядов, которым приписывается этот признак (см. далее). Более того, в разных группах дактилогирид (*s. l.*) эти срединные крючья закладываются в разных частях тела (Malmberg, 1990).

При третьем варианте перехода к обитанию в щелях между респираторными складками жабр рыб (*Anacanthorus* spp.; Герасев, 2001; см. рисунок, *Б*) прикрепительный диск, вооруженный только 14 краевыми крючьями и 4 булавковидными структурами, приобретает 2 оси симметрии: право-левую и вентрально-дорсальную. В правой и левой лопастях диска, между которыми находится одна пара краевых крючьев, располагается по 3 пары краевых крючьев и паре булавок, половина из которых направлена на дорсальную, а половина на вентральную сторону тела.

У другого представителя анаканторин — *Anacanthoroides mizelle* Kritsky et Thatcher, 1976 (Герасев, 2001; см. рисунок, *В*) описан блюдцеобразный диск, по периферии которого равномерно распределены 6 пар краевых крючьев личиночного типа. В центре диска ближе к его заднему краю располагаются еще одна пара краевых крючьев и одна пара булавок. Указания на направленность крючьев в описании отсутствуют. Но характер диска и лопастеобразное строение переднего конца тела (ср. с *Calceostomatinae*) позволяют считать, что все краевые крючья направлены на вентральную сторону.

Расположение краевых крючьев у онкомирацидия и у взрослых дактилогирид (*s. l.*) соответствует формуле 12 периферийных + 2 центральных (Boeger, Kritsky, 1993; fig. 5, 6). Но для *Anacanthorus* spp. более корректной будет формула: 2 периферийных

и по 6 в каждой из двух латеральных лопастей диска, что аналогично типу распределения краевых крючков у Pterinotrematidae из высших моногеней.

Булавковидные структуры у *Dactylogyrus* spp. локализуются рядом с II парой краевых крючков (по: Llewellyn, 1963), у *Anacanthorus* spp. — рядом с II и IV, а у *Anacanthoroides* — около I пары.

Таким образом, для дактилогирид (s. s.) с типичными булавками мы имеем 3 варианта: принципиально различных форм диска, способа закрепления на жабрах рыб, расположения разного числа булавок у разных пар краевых крючков, что в очередной раз отвергает их срединно-крючковую природу.

Для отряда Dactylogyridea за синапоморфию (Boeger, Kritsky, 1993) принимается наличие двух пар вентральных срединных крючков. По мнению этих авторов, данный признак характерен для представителей подотрядов Calceostomatinea и Neodactylodiscinea. Однако у кальцестоматид показано наличие или только одной пары «периферийных дисковых» (по месту закладки в диске) срединных крючков (*Calceostomella inermatae*, *Neocalceostoma elongatum*), или двух пар, где первая «периферийная», а вторая закладывается в «ножке» диска (*Calceostoma calceostoma* (Wagener, 1857) Diesing, 1859; *Dicrumentia* Mamaev, 1969). Более того, у *D. bychowsky* описана закладка соединительной пластинки в диске до появления зачатков «ножковых» срединных крючков. Считается, что наличие у кальцестоматид только одной пары «периферийных дисковых» срединных крючков — исходная черта для этой группы дактилогирид (s. l.) (Malmberg, 1990). Онтогенез диска *Neodactylodiscus latimeris* неизвестен. Но «отсутствие пластинок [срединных — П. Г.] крючков указывает на то, что две пары крючков являются периферийными и центральными, а не педункулярными [закладающимися в ножку диска — П. Г.]» (Malmberg, 1990, p. 45). Более того, в первоописании указано, что у этого вида одна пара срединных крючков дорсальная, а вторая — вентральная, но, судя по рисункам, крючья направлены на левую и правую стороны диска или на одну (?) из них (Kamegai, 1971). Последнее явление скоррелировано с наличием в диске 4 присосок, и оба этих признака беспрецедентны для дактилогирид (s. l.).

У представителей подотрядов Amphibdellatinea и Tetraonchinea имеется 16 нормально развитых краевых и 2 пары срединных крючков с различными сочетаниями числа соединительных пластинок.

В противовес представлениям о первичном наличии у всех моногеней одной пары вентральных срединных крючков (Boeger, Kritsky, 1993) и двух пар у Dactylogyridea (Lambert, 1980; Le Brun e. a., 1986; Kritsky, Boeger, 1989) существует мнение, согласно которому отсутствие срединных крючков у моногеней (Быховский, 1957; Гусев, 1977; Герасев, 1995а; Llewellyn, 1970; Lambert, 1980; Malmberg, 1990, и мн. др.) и, в частности, у дактилогирид (s. l.) первично (Герасев, 1995а, 1998а, 1998б; Malmberg, 1990). Более того, именно дактилогириды (s. l.) признаются большинством исследователей наиболее просто организованными представителями класса (Быховский, 1957; Гусев, 1978; Llewellyn, 1970). У них имеется 10 родов без срединных крючков, которые выделяются в 3 семейства, объединяемые в надотряд Ananchorea Malmberg, 1990. Последний признается наиболее примитивным и исходным для дактилогирид со срединными крючками, закладывающимися в ножку диска.

Объединение всех дактилогирид (s. l.) без срединных крючков в один надотряд, так же как и постулирование изначального наличия у них двух пар срединных крючков, нам представляется неоправданным. В первом случае суммируются начало и конец эволюции срединных крючков в диске дактилогирид (s. l.). Во втором — за первооснову принимаются или 2 пары крючков различного происхождения, закладывающиеся в диск или в его ножку, или за исходное принимается наиболее распространенное состояние — наличие в диске одной пары вентральных и одной пары дорсальных крючков. Отталкиваясь от широко известных представлений о первичном диске моногеней без срединных крючков и примитивности дактилогирид (s. l.), можно считать, что в отряде имеются представители с изначальным отсутствием срединных крючков и что последние формировались неоднократно в разных частях тела (Malmberg, 1990) и независимо в разных группах (Гусев, 1978, с. 137; Герасев, 1995а, 1998а, 1998б).

Подсемейство Anacanthorinae Price, 1967 представлено двумя родами: многочисленным *Anacanthorus* Mizelle et Price, 1965 и монотипичным *Anacanthoroides* Kritsky et Thatcher, 1976. Оба они характеризуются: 1) наличием 1—2 пар рудиментов краевых крючьев (=булавки); 2) отсутствием зачатков, рудиментов и развитых срединных крючьев; 3) особыми вариантами расположения краевых крючьев в диске; 4) в одном случае (*Anacanthorus*) оригинальным способом закрепления между респираторными складками жабр, а в другом (*Anacanthoroides*) — первичной адаптацией блюдцеобразного диска к обитанию на ровной поверхности (Герасев, 1995а). Все это свидетельствует об изначальном отсутствии срединных крючьев у этой группы и ее исходной примитивности среди дактилогирид (s. l.).

В номинативном семействе отряда — Dactylogyridae sensu Bychowsky et Nagibina, 1978 три рода лишены срединных крючьев. *Acolpenteron* Fischthal et Allison, 1940 представлен четырьмя видами, паразитирующими в мочеточниках и мочевом пузыре североамериканских Catostomidae и Centrarchidae, а в Азии — на палеарктических Cobitidae и амурских Cyprinidae. И если учитывать морфологию копулятивного органа, то для североамериканских аколпентеронов, несмотря на разницу в хозяевах, очевидно родство. Два же других вида по этому признаку резко отличаются. *A. nephriticum* с *Nemachilus* обладает копулятивным органом, производным от палеарктического анхоратусного (по: Герасев, 1989б) типа, а паразит с Acheilognathinae имеет криптомерусный (по: Герасев, 1989б) копулятивный орган, характерный для амуро-китайской фауны. Налицо независимый трехкратный переход аколпентеров к паразитированию во внутренних полостях рыб, приведший к утрате срединных крючьев и указывающий на полифилию рода.

Два вида *Pseudacolpenteron* Bychowsky et Gussev, 1955 паразитируют или на жабрах колючего горчака (*Acanthorhoideus asmusi* из Acheilognathinae), или на жабрах, плавниках и в носовых полостях представителей 4 родов Cyprinidae (*Barbus*, *Varicorhinus*, *Ctenopharyngodon*, *Leuciscus*). В первом случае *P. ignotus* по морфологии специализированного копулятивного органа несомненно является производным от паразитов с горчаков (Герасев, 1995б), а во втором — *P. pavlovskii* по этому же признаку представляет собой в составе семейства абберантный вид. Полифилия рода *Pseudacolpenteron* сомнений не вызывает.

Два вида *Markewitschiana* Allamuratov et Koval, 1966 были обнаружены в носовых ямках рыб родов *Barbus*, *Varicorhinus*, *Schizothorax*, *Cyprinus* и *Leuciscus*. Прикрепительный диск этих дактилогирид (s. s.) имеет особую пластинку, не гомологичную ни дорсальной соединительной, ни вентральной дополнительной пластинкам дактилогирисов (Мацаберидзе, 1991). Сходство круга хозяев, проморфологии копулятивного органа и близость районов распространения (Закавказье, Средняя Азия) позволяют говорить о родстве *Markewitschiana* spp. и *Pseudacolpenteron pavlovskii*. Более того, широкий круг хозяев из усатых (Cyprininae) и безусых (Leuciscinae) карповых; обитание в носовых ямках, на плавниках и жабрах примитивных представителей карповых; направленность всех краевых крючьев на вентральную сторону диска (наши данные); отсутствие срединных крючьев; формирование de novo особой опорной пластинки диска указывают на исходное состояние диска этих трех видов дактилогирид (s. s.).

Два рода *Anonchohaptor* Mueller, 1938 и *Icelanonchohaptor* Lieby e. a., 1972 из пресноводного семейства дактилогирид (s. l.) Pseudomurraytrematidae Kritsky e. a., 1978, как и остальные морские диплектаниды (s. l.), имеют яичник, огибающий правый кишечный ствол. Но в отличие от всех других представителей этой группы у них в диске имеются только краевые крючья. Морфотип копулятивного органа этих родов соответствует копулятивному органу у третьего рода семейства — *Pseudomurraytrema* Burchowsky, 1957, который обладает срединными крючьями и типичным набором соединительных пластинок, и этот тип органа широко представлен у других родов морских диплектанид (s. l.) (Oliver, 1987). Очевидна вторичная утрата срединных крючьев и их пластинок у представителей этих двух родов диплектанид (s. l.).

После анализа дактилогирид (s. l.) без срединных, но имеющих или рудименты краевых крючьев, или яичник, обвивающий правый кишечный ствол, перейдем к

наиболее сложной и гетерогенной группе, включающей несколько вариантов встречаемости срединных крючьев.

В Ancyrocephalidae (Bychowsky, 1937) Bychowsky et Nagibina, 1978, помещаемом в ранге подсемейства в Dactylogyridae *sensu* Boeger et Kritsky, 1993, три рода лишены срединных крючьев. Это — *Kritskyia* Kohn, 1990 из мочевого пузыря и мочеточников Pimelodidae (Siluriformes); *Telethecium* Kritsky e. a., 1996 из носовых ямок Clupeidae и *Pavanelliella* Kritsky et Boeger, 1998 из носовых ямок Pimelodidae. Представители этих родов обладают сходным и довольно сложным (спиральным по компоновке трубки) типом копулятивного органа и дисками, резко отличающимися по расположению краевых крючьев как друг от друга, так и от других дактилогирид (s. l.). С жабр неотропических сомообразных описаны 6 родов анцироцефалид (s. l.) (Kritsky, Gutierrez, 1998), среди которых широко распространен тип копулятивного органа (например, *Vancleaveus* Kritsky e. a., 1986, *Cosmetocleithrum* Kritsky e. a., 1986), характерный для трех родов без срединных крючьев из внутренних полостей рыб. Более того, у обеих групп родов совпадает расположение вагины. Таким образом, хозяева, тип копулятивного органа, местоположение вагины и т. п. указывают на происхождение *Kritskyia*, *Telethecium* и *Pavanelliella* от жаберных анцироцефалид (s. l.) с двумя парами срединных крючьев, на вторичную утрату последних и на возможность объединения и выделения этих трех родов в таксон более высокого ранга.

В мочевом пузыре широкого круга африканских Cichlidae (Perciformes) обнаружена анцироцефалида (s. l.) *Urogyrus* Bilong e. a., 1994, в прикрепительном диске которого описана неравная по размерам пара вентральных срединных крючьев с соединительной пластинкой. Один из крючьев без отростков, а второй — типичный рудимент. Благодаря этим особенностям род выделяется в монотипичное сем. Urogyridae (Bilong e. a., 1994). В то же время на африканских цихлидах встречается род *Onchobdella* Paperna, 1968, вооруженный двумя парами срединных крючьев, у некоторых представителей которого (*O. aframae*, *O. krachii*) копулятивный орган и вентральная пластинка идентичны таковым *Urogyrus* (Paperna, 1968). Более того, *O. pterygialis* описан с плавников рыб, что позволяет увидеть переход от обитания на жабрах через кожное к эндопаразитизму в мочевом пузыре. Таким образом, несомненно происхождение *Urogyrus* от *Onchobdella* (Bilong e. a., 1994).

Три рода жаберных анцироцефалид (s. l.) от южно-азиатских, индийских и западно-африканских Perciformes имеют только три нормально развитых срединных крючка. Это — *Heteronchocleidus* Bychowsky, 1957 (с Anabantidae и Belontiidae), *Trianchoratus* Price et Berry, 1966 (Helostomidae, Belontiidae) и *Eutrianchoratus* Paperna, 1969 (Channidae = Ophiocephalidae). У представителей первого рода имеются рудимент срединного крючка и 2 соединительные пластинки, у второго — имеется рудимент крючка, но пластинки отсутствуют, у третьего рода рудимент не описан, но зарисована одна треугольная соединительная пластинка. Судя по переописанию *Heteronchocleidus stenopomae* Paperna, 1969, у которого был обнаружен рудимент срединного крючка (Euzet, Dossou, 1975), весьма возможно наличие этого рудимента у *Eutrianchoratus* Paperna, 1969. Копулятивные органы *Heteronchocleidus* и *Trianchoratus* устроены сложно и сходно, а у *Eutrianchoratus* имеют более упрощенную или исходную форму. Сестринскими родами для этой группы анцироцефалид, по-видимому, являются *Annulotrema* Paperna et Thurston, 1969 и *Jainus* Mizelle e. a., 1968 (syn.: *Characidotrema* Paperna et Thurston, 1968). Роды с тремя срединными крючьями выделены в подсем. Heteronchocleidinae Price, 1967.

Перейдем к анцироцефалидам (s. l.), в прикрепительном диске которых имеется одна пара нерудиментарных срединных крючьев. Представители *Rhinoxenus* Kritsky e. a., 1988 обитают в носовых ямках неотропических карпообразных харационных рыб (Serrasalminidae, Anostomidae, Cynodontidae). Они обладают разнообразными специализированными вентральными срединными крючьями и дорсальными «пиками». Одна пара краевых крючьев расположена у них не в диске, а в особых лопастях на теле червя. Очевидно, «пики» являются видоизмененными срединными крючьями. Аналогичная форма дорсальных крючьев описана для *Nanotrema* Paperna, 1969 с жабр

африканских Citharinadae. У этого рода имеются блюдцеобразный диск и крайне просто устроенный копулятивный орган в виде прямой трубки с прямой поддерживающей частью. Любопытно, что у *Nanotrema* не обнаружена одна из пар краевых крючьев. Вероятно, она находится на теле червя и пропущена при первоописании. Можно предположить, что *Rhinoxenus* ведет свое происхождение от *Nanotrema*. Блюдцеобразный диск последней явился преадаптацией к паразитированию в носовых полостях. При этом произошли специализация диска, резкая дифференцировка морфологии вентральных срединных крючьев и усложнение копулятивного органа до клубковидной спирали. Хозяева этих родов относятся к надсемейству Characoidea (Cypriniformes), давшему широкую эволюционную радиацию в Южной Америке.

Монотипичный южно-американский *Rhinonaster* Kritsky e. a., 1988 из носовых ямок представителя Prochilodontidae (Cypriniformes) обладает сочетанием уникальных для Dactylogyridea черт: двухлопастным семенником, С-образным яичником, вентральным крючко-пластинным комплексом, расположенным в блюдцеобразном диске, отсутствием дорсальных срединных крючьев и т. д. Учитывая все это, авторы рода считают возможным его выделение в таксон более высокого ранга, но так как его родственные связи неясны, пока воздерживаются от этого (Kritsky e. a., 1988). Соглашаясь с ними, мы, однако, считаем, что отсутствие дорсальных срединных крючьев у этого рода является исходным, первичным состоянием для анцироцефалид (s. l.) и он является специализированным реликтом изначально 2-крючковых, а в последующем 4-крючковых пресноводных дактилогирид. На не зависимое от анцироцефалид положение этого рода указывает и Мальмберг (Malmberg, 1990).

Жаберный паразит *Cacatuocotyle paranaensis* Boeger e. a., 1997 с жабр *Characidium* (Characidae) также имеет только вентральные срединные крючья с соединительной пластинкой. Авторы вида и рода постулируют вторичное отсутствие дорсальных крючьев у этой моногеней. Однако она обладает специализированными признаками: мускульным гребнем по переднему краю диска, головной терминальной вентральной лопастью, головной терминальной губой и всего двумя относительно маленькими резервуарами головных желез [последних у дактилогирид (s. l.) обычно 3—5 крупных пар, расположенных в особых выростах]. Эти особенности строения органов прикрепления позволяют предположить первичное, исходное отсутствие дорсальных срединных крючьев у *Cacatuocotyle*.

Pseudodactylogyrus Gussev, 1965 и *Pseudodactylogyroides* Ogawa, 1986 с жабр Anguilliformes и Eleotrididae имеют одну вентральную пару срединных крючьев с пластинкой и в последнем случае одну пару рудиментов дорсальных срединных крючьев. Считается, что у них имеет место или редукция дорсальных крючьев (Ogawa, 1986), или ее появление (Malmberg, 1990). И если первая точка зрения постулируется, то вторая — подкрепляется некоторыми аргументами. Эти два рода с угребразных и головешковых объединяются или в подсем. *Pseudodactylogyrinae* Ogawa, 1986 или сем. *Pseudodactylogyridae* Le Brun e. a., 1986.

Также заслуживает внимания указание д-ра Г. Мальмберга на первичное состояние диска у *Diversohamalus* Bychowsky et Nagibina, 1968 и *Ergenstrema* Paperna, 1969, у которых имеются относительно небольшие дорсальные срединные крючья без соединительной пластинки.

По мнению Гусева (1978, с. 134), единственный (на момент обоснования рода) представитель *Trinigyris* (Hanek e. a., 1974) Kritsky e. a., 1986, вероятно, является поврежденной особью, у которой при изготовлении препарата была оторвана часть диска со второй парой срединных крючьев. Здесь же он приводит еще несколько подобных примеров, по его мнению, искусственной утраты одной из пар крючьев.

Однако последующие находки моногеней с жабр амазонских кольчужных сомов (Loricariidae) показали естественное состояние диска представителей рода *Trinigyris* (Kritsky e. a., 1986; Boeger, Belmont-Jegu, 1994). Характерными чертами диска этих моногеней являются наличие только одной, вентральной, пары срединных крючьев и расположение краевых крючьев на пальцевидных выростах диска. Как правильно замечают авторы, переписавшие этот род (Kritsky e. a., 1986), он несомненно ведет

свое происхождение от 4-крючковой *Hamatopeduncularia* (Yamaguti, 1953) Bychowsky et Nagibina, 1969 с жабр преимущественно морских сомообразных сем. Ariidae. Таким образом, в данном случае имеет место не повреждение моногеней при сборе, а эволюционная утрата дорсальной пары срединных крючьев.

Доказательства в пользу редукции вентральных срединных крючьев у *Schilbetrematoides pseudodactylogyrus* Kritsky et Kulo, 1992 приведены в первой части этой работы (Герасев, 2001).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассматривая эволюцию моногеней, Мальмберг (Malmberg, 1990) указал на изначальное отсутствие срединных крючьев у группы семейств с артикулирующими краевыми крючьями (Anoplodiscidae, Euplocotylidae, Acanthocotylidae) и предположил возможность вторичной редукции этого признака у Dionchidae. Первый вариант — исходное отсутствие этих структур — можно дополнить Microbothriidae, а второй — редукция — Isancistrinae и, возможно, Lagarocotylidae. Изначальное отсутствие срединных крючьев исключительно у низших моногеней связано с первичным кожным паразитированием (Герасев, 1995а), а их утрата — с внутриволокнистым обитанием, но в основном с завершением эволюционирования этих структур прикрепления (см. далее) у отдельных групп паразитов. Большинство высших моногеней, во взрослом состоянии вооруженных клапанами, при адресном оседании (Герасев, 1995а) личинки на жабры рыб первоначально закрепляется на них цепкообразными артикулирующими срединными крючьями, возникшими de novo (Boeger, Kritsky, 1993). Утрата этих образований с функциональной точки зрения нецелесообразна.

Среди представителей Dactylogyridea первичное отсутствие срединных крючьев отмечено у Anacanthorinae, *Markewitshiana*—*Pseudacolpenteron pavlovskii* (Dactylogyridae s. s.); а их редукция имеет место у полифилетичного *Acolpenteron*; *Pseudacolpenteron ignotus*; *Anonchohaptor*—*Icelanchohaptor*; *Kritskyia*—*Telethecium*—*Pavanelliella*. Нами доказана рудиментизация вентральной пары срединных крючьев (с сохранением соединительной пластинки) у *Schilbetrematoides* (Герасев, 2001); показана вторичная модификация дорсальных срединных крючьев в «пики» у *Nanotrema* и *Rhinoxenus*. Не вызывает сомнений уменьшение числа срединных крючьев до трех у *Heteronchocleidus*—*Trianchoratus*—*Enrianchoratus* и до одного у *Urogyrus*, близкородственного *Onchobdella*. В то же время у Pseudodactylogyridae, *Rhinonaster* и *Cacatuocotyle*, а также у *Calceostomella inerme* и *Neocalceostoma elongatum* можно предполагать первичное отсутствие дорсальной или второй вентральной пары срединных крючьев.

Бросается в глаза, что моногеней без срединных крючьев получали весьма различные таксономические ранги — от рода до отряда. С одной стороны, это связано с субъективными взглядами авторов, а с другой — с отсутствием ревизий отдельных групп. Так, например, очевидно, что завышенный ранг имеет Urogyridae Bilong e. a., 1994, а заниженный — Anacanthorinae Price, 1967 и группы родов дактилогирид (s. l.) с первичным отсутствием или наличием только одной исходной вентральной пары срединных крючьев. Группы червей с редуцированными срединными крючьями относительно молоды и менее важны для понимания эволюции дактилогирид (s. l.), чем моногеней с древним изначальным отсутствием этих структур. Поэтому последние должны иметь более высокий таксономический ранг, чем паразиты с редуцированными органами прикрепления.

Показательно, что у 18—16-крючковых Anacanthorinae и Dactylogyridae *sensu* Burchowsky et Nagibina, 1978 (с рудиментарными 1—2 парами краевых крючьев) отмечено первичное отсутствие срединных крючьев. У 14-крючковых дактилогирид (s. l.) исходно всегда присутствует одна пара вентральных «дисковых» или «ножковых» срединных крючьев, и мы не знаем ни одного вида, у которого бы эти структуры отсутствовали бы изначально. Это свидетельствует о большей примитивности первой группы. Затем в обеих ветвях идет формирование одной (или еще одной) пары срединных крючьев, их дифференцировка, а в дальнейшем иногда редукция всех или

нескольких срединных крючьев. В третьей сборной ветви 16-крючковых дактилогирид (s. l.) с двумя парами срединных крючьев (Tetraonchidae—Neotetraonchidae—Sundanonchidae; Amphibdellatidae; Neodactylodiscidae) исходное отсутствие или редукция срединных крючьев не отмечены. Это объясняется тем, что из них три семейства представлены единственными монотипичными родами, а два других объединяют по два малочисленных рода. Показательны малочисленность представителей этих семейств и широкий разброс как их мест обитания (от жабр до кровеносной системы), так и спектра хозяев (вплоть до электрических скатов и латимерии), что в очередной раз указывает на древность 16-крючковых дактилогирид (s. l.).

Заканчивая статью, подчеркнем следующую особенность эволюции органов прикрепления моногеней в отличие, например, от конечных отделов их половых протоков (копулятивный орган, вагинальное вооружение). Органы прикрепления (краевые и срединные крючья, пластинки диска, клапаны и т. п.) появляются, эволюционируют, изменяясь в числе и морфологически, и иногда могут утрачиваться. Последнее явление описано для краевых крючьев Microbothriidae и Anoplodiscidae, для срединных крючьев в настоящей публикации и для клапанов *Letocotyle fijiensis* Manter et Price, 1953. Копулятивные органы, например у гастрокотилиней, ведут свое происхождение от небольшого мускульно-паренхиматозного сосочка, который со временем трансформируется в мощный пенис или циррус (Лебедев, 1986), но никогда не утрачивается. Можно предположить, что эволюция структур прикрепления определяется К-отбором, а половых протоков г-стратегий отбора в континууме г-К—отбора (Лебедев, 1984; Герасев, 1993, 1995б). И если изменения наружных отделов половых протоков являются конгруэнциями (Яблоков, Юсуфов, 1998), то изменения органов прикрепления представляют собой адаптации к конкретной среде обитания. Именно поэтому может сохраняться исходное состояние этих структур, они могут модифицироваться и дополняться образованиями, возникающими de novo, или вторично редуцироваться. При этом переход к паразитированию в нетипичных местах обитания (носовые ямки, мочевого пузыря) чаще сопровождается именно процессами редукции. Изначально бескрючковые дактилогириды (s. l.) встречаются в этих полостях значительно реже.

Автор признателен РФФИ за финансовую поддержку данного исследования: проект 97-04-48982.

Список литературы

- Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.; Л.: Наука, 1957. 502 с.
- Быховский Б. Е., Нагибина Л. Ф. Triacanthinella — новый род морских моногеней (Monogeneoidea) с трехглых спинорогов // Паразитология. 1968. Т. 2, вып. 2. С. 148—158.
- Герасев П. И. Механизм прикрепления *Dactylogyrus extensus* и *D. achmerowi* (Monogeneoidea) к жабрам хозяина // Паразитология. 1977. Т. 11, вып. 6. С. 513—519.
- Герасев П. И. Мышечные системы прикрепительных дисков и механизм прикрепления некоторых дактилогирисов (Monogenea, Dactylogyridae) // Паразитол. сб. 1981. Т. 30. С. 190—205.
- Герасев П. И. Основные мышцы срединных крючьев амуро-китайских дактилогирисов (Monogenea) // Паразитологические исследования. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1989а. С. 39—45.
- Герасев П. И. Типы копулятивного органа и срединных крючьев у дактилогирисов (Monogenea), их филогенез и систематическое значение // Паразитол. сб. 1989б. Т. 35. С. 174—193.
- Герасев П. И. Систематическое значение способа и места прикрепления дактилогирид (Monogenea) // Паразитология. 1990а. Т. 24, вып. 5. С. 361—368.
- Герасев П. И. Принципы ревизии рода *Dactylogyrus* (Monogenea) // Зоол. журн. 1990б. Т. 69, вып. 7. С. 17—24.
- Герасев П. И. Типы дополнительной пластинки дактилогирисов (Monogenea), ее функциональное и систематическое значение // Паразитология. 1991. Т. 25, вып. 3. С. 219—227.
- (Герасев П. И.) Gerashev P. I. Characters used in monogeneans systematic // Second Inter. Symp. Monogenea. Montpellier. France. 1993. P. 11—12.

- Герасев П. И. Анализ способов заражения моногенеями (Monogenea, Platyhelminthes) // Зоол. журн. 1995а. Т. 74, вып. 11. С. 23—31.
- Герасев П. И. О независимых изменениях признаков у дактилогирисов (Monogenea: Dactylogyridae) // Паразитология. 1995б. Т. 29, вып. 6. С. 538—546.
- Герасев П. И. Семейство Tetraonchidae (Monogenea): структура и положение среди моногеней // Паразитология. 1998а. Т. 32, вып. 6. С. 544—552.
- Герасев П. И. Обзор взглядов на структуру и филогению отряда Dactylogyridea Bychowsky, 1937 (Monogenea) // Проблемы систематики и филогении плоских червей. С.-Петербург. Тезисы докладов. 1998б. С. 27—29.
- Герасев П. И. Дактилогириды (Dactylogyridea; Monogenea) с нетипичным числом срединных крючьев, их происхождение и филогенетическое значение. Оригинальные данные // Паразитология. 2001. Т. 35, вып. 6. С. 545—551.
- Герасев П. И., Ермоленко А. В. Фауна дактилогирисов (Monogenea) с пескарей (Gobioninae) // Паразитология. 1993. Т. 27, вып. 3. С. 405—414.
- Гусев А. В. Моногенетические сосальщики реки Амур // Тр. ЗИН АН СССР. 1955. Т. 19. С. 173—399.
- Гусев А. В. Некоторые спорные вопросы системы моногеней // Исследование моногеней в СССР. Л.: Наука, 1977. С. 10—22.
- Гусев А. В. Monogenoidea пресноводных рыб. Принципы систематики, анализ мировой фауны и ее эволюция // Паразитол. сб. 1978. Т. 28. С. 96—198.
- Лебедев Б. И. Экологическая ниша и различные формы отбора у паразитических организмов // Экология и эволюционная теория. Л.: Наука, 1984. С. 217—225.
- Лебедев Б. И. Моногеней подотряда Gastrocotylea. Л.: Наука, 1986. 198 с.
- Мацаберидзе К. Г. Новый вид *Markewitschiana triaxonis* (Monogenea) // Зоол. журн. 1991. Т. 90, вып. 10. С. 128—129.
- Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. М.: Высш. шк., 1998. 336 с.
- Bilong C. F., Birgi E., Euzet L. *Urogyrus cichlidarum* gen. nov., sp. nov., Urogyridae fam. nov., monogene parasite de la vessie urinaire de poissons cichlides au Cameroun // Can. J. Zool. 1994. Vol. 72. P. 561—566.
- Boeger W. A., Belmont-Jegu E. Neotropical Monogenoidea. 21. *Trinigyris mourei* sp. n. (Dactylogyridae) from the gills of the Amazonian catfish *Hypostomus marginatus* (Loricariidae) // Amazoniana. 1994. Vol. 13. P. 13—16.
- Boeger W. A., Kritsky D. C. Phylogeny and a revised classification of the Monogenoidea Bychowsky, 1937 (Platyhelminthes) // System. Parasitol. 1993. Vol. 26. P. 1—32.
- Euzet L., Dossou C. Parasites de Poissons d'eau douce du Dahomey. I. Espèces nouvelles du genre *Heteronchocleidus* (Monogenea), parasites d'Anabantidae // Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris. 3 ser. Zool. 1975. Vol. 192. N 282. P. 23—34.
- Kamegai S. On some parasites of a coelacanth (*Latimeria chalumnae*): a new monogenea, *Dactylo-discus latimeris* n. g., n. sp. (Dactylo-discidae n. fam.) and two larval helminths // Res. Bull. Meguro Parasit. Mus. 1971. Vol. 5. P. 1—5.
- Kearn G. C. The adhesive mechanism of the monogenean parasite *Tetraonchus monenteron* from the gills of pike (*Esox lucius*) // Parasitol. 1966. Vol. 56. P. 505—510.
- Kearn G. C. The development of the adhesive organs of some diplectanid, tetraonchid and dactylogyrid gill parasites (Monogenea) // Parasitol. 1968. Vol. 58. P. 149—163.
- Kearn G. C. The attachment of the ancyrocephalid monogenean *Haliotrema balisticus* to the gills of the trigger fish, *Balistes capriscus* (=carolinensis) // Parasitol. 1971. Vol. 63. P. 157—162.
- Kearn G. C. Evolutionary expansion of the Monogenea // Inter. J. Parasitol. 1994. Vol. 24. P. 1227—1271.
- Kritsky D. C., Boeger W. A. The phylogenetic status of the Ancyrocephalidae Bychowsky, 1937 (Monogenea: Dactylogyridea) // J. Parasitol. 1989. Vol. 75. P. 207—211.
- Kritsky D. C., Boeger W. A., Thatcher V. E. Neotropical Monogenea. 9. Status of *Trinigyris* Hanek, Molnar, and Fernando, 1974 (Dactylogyridae) with description of two new species from loricariid catfishes from the Brazilian Amazon // Proc. Biol. Soc. Wash. 1986. Vol. 99. P. 392—398.
- Kritsky D. C., Gutierrez P. A. Neotropical Monogenoidea. 34. Species of *Demidospermus* (Dactylogyridae, Ancyrocephalinae) from the gills of pimelodids (Teleostei, Siluriformes) in Argentina // J. Helminthol. Soc. Wash. 1998. Vol. 65. P. 147—159.
- Kritsky D. C., Thatcher V. E. Monogenetic trematodes (Monopisthocotylea: Dactylogyridae) from freshwater fishes of Colombia, South America // J. Helminthol. 1974. Vol. 48. P. 59—66.
- Kritsky D. C., Thatcher V. E. New monogenetic trematodes from freshwater fishes of Western Colombia with the proposal of *Anacanthoroides* gen. n. (Dactylogyridae) // Proc. Helminthol. Soc. Wash. 1976. Vol. 42. P. 129—134.

- Kritsky D. C., Thatcher V. E., Boeger W. A. Neotropical Monogenea. 13. *Rhionaster pseudocapsaloideum* n. gen., n. sp. (Dactylogyridae, Ancyrocephalinae), a nasal parasite of curimata, *Prochilodus nigricans* Agassiz (Cypriniformes, Prochilodontidae), in Brazil // J. Parasitol. 1988. Vol. 74. P. 695—698.
- Lambert A. Oncomiracidiums et phylogenese des Monogenea (Platyhelminthes). Premiere Partie: Developpement post-larvaire // Ann. Parasitol. Hum. Com. 1980. Vol. 55. P. 165—198.
- Le Brun N., Lambert A., Justine J.-L. Oncomiracidium, morphogenese du haptor et ultra-structure du spermatozoide de *Pseudodactylogyrus anguillae* (Yin et Sproston, 1948) Gussev, 1965 (Monogenea, Monopisthocotylea, Pseudodactylogyridae n. fam.) // Ann. Parasitol. Hum. Com. 1986. Vol. 61. P. 273—284.
- Llewellyn J. Amphibdelid (monogenean) parasites of electric rays (Torpedinidae) // J. Mar. Biol. Ass. UK. 1960. Vol. 39. P. 561—589.
- Llewellyn J. Larvae and larval development of monogeneans // Advan. Parasitol. 1963. Vol. 1. P. 287—326.
- Llewellyn J. Monogenea. In: Technical review: Taxonomy, genetics and evolution of parasites. Second International Congress of Parasitology // J. Parasitol. 1970. Vol. 56. Sect. II. Pt. 3. P. 493—504.
- Malmberg G. On the ontogeny of the haptor and the evolution of the Monogenea // System. Parasitol. 1990. Vol. 17. P. 1—65.
- Ogawa K. *Pseudodactylogyroides* gen. n. (Monogenea: Ancyrocephalidae, Pseudodactylogyridae subf. n.), with a redescription of *P. apogonis* (Yamaguti, 1940) comb. n. // Zool. Sci. 1986. Vol. 3. P. 181—185.
- Oliver G. Les Diplectanidae Bychowsky, 1957 (Monogenea, Monopisthocotylea, Dactylogyridae). Systematique, biologie, ontogenie, ecologie, essai de phylogenese. Thesis: Universite des Sciences et Techniques du Languedoc. Academi de Montpellier. 1987. 433 p.
- Paperna I. 1968. *Onchobdella* n. gen. new genus of monogenetic trematodes (Dactylogyridae Bychowski, 1933) from cichlid fish from West Africa // Proc. Helm. Soc. Wash. 1968. Vol. 35. P. 200—206.

Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург, 199034

Поступила 21 V 2001

DACTYLOGYRIDS (MONOGENEA: DACTYLOGYRIDEA) WITH UNUSUAL NUMBER OF THE ANCHORS, THEIR ORIGIN AND PHYLOGENETIC SIGNIFICANCE. REFERENCE DATA

P. I. Gerashev

Key words: Monogenea, Dactylogyridea, anchors, origin, evolution.

SUMMARY

It is considered that in Anacanthorinae, *Markewitschiana* and *Pseudacolpenteron pavlovskii* (Dactylogyridae s. s.) the anchors are absent originally. In the other dactylogyrids (s. l.) without anchors (*Pseudacolpenteron ignotus*; *Acolpenteron*; *Anonchohaptor*—*Icelanchohaptor*; *Kritskyia*—*Telethecium*—*Pavanelliella*) these structures are lost. In related genera *Rhinoxenus* and *Nanotrema* the dorsal pair of anchors is transformed into the «spikes»; in Heteronchocleidinae there is one anchor; in *Trinigyrus* and *Schilbetrematoides* are two anchors; and in *Urogyrus* three anchors are reduced. But in *Rhionaster*, *Cacatyocotyle*, *Callceostomella*, *Neocalseostoma elongatum* and Pseudodactylogyridae the presence of one pair of ventral «peduncular» or «haptoral» anchors appear to be the original state. For Anacanthorinae and Dactylogyridae s. s. the presence of 18—16 hooks, original lacking of anchors, appearance of one pair of them, evolutionary development and subsequent reduction of these structures are characteristic. In the dactylogyrids (s. l.) having two pairs of anchors and 14 hooks, one pair of the anchors is present originally, then usually the second dorsal pair grows up, and finally, the reduction of a part of anchors or all the anchors is possible. In the 16-hooked dactylogyrids (s. l.) having two pairs of anchors (Tetraonchinae, Amphibdellinae, Neodactylodiscinae) the original lacking or reduction of the anchors is not reported. The author considers, that it is unwarranted to unite all dactylogyrids (s. l.) without anchors into the superorder Ananchorea Malmberg, 1990 or to postulate the original presence of the two pairs of ventral anchors in this group. It is also impossible to unite all dactylogyrids (s. l.) having 0—4 anchors and 18—14 hooks into Dactylogyridae *sensu* Boeger et Kritsky, 1993.